CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE CAUDALE, DE L'ANATOMIE VERTÉBRALE ET COSTALE DES GENRES ATHERIS, ATRACTASPIS ET CAUSUS (VIPÉRIDÉS DE L'OUEST AFRICAIN)

Par Michel THIREAU

Les variations de la longueur de la queue chez les Serpents ont été considérées par certains auteurs comme ayant une valeur adaptive : à la vie fouisseuse correspondrait un raccourcissement, c'est le cas par exemple des Typhlopidés ou des Uropeltidés; à la vie arboricole au contraire, un allongement particulièrement net chez certains Colubridés.

Les trois genres de Viperidés africains Atheris, Atractaspis et Causus, présentent un mode de vic différent (le premier est arboricole, le second considéré comme fouisseur et le dernicr terrestre); aussi, nous avons entrepris de comparer les longueurs caudales de ces trois formes.

Domergue souligne l'intérêt du rapport longueur du corps chez les Serpents, nous avons préféré rapporter le décompte des écailles ventrales à celui des écailles sous-caudales.

Tableau I.

espèccs	nombre d'individus	V/S. C. moyen	intervalle des classes	écart type	ordonnée maximale	
Atheris chlorechis	$\begin{array}{c} 11 \\ 24 \end{array} \left\{ \begin{array}{c} 35 \end{array} \right.$	2,80	0,1	0,261	5,36	
Causus rhombeatus	ð 24	5,82	0,2	0,467	4,10	
	♀ 26	7,48	0,2	0,555	3,74	
Atractaspis irregularis par- keri	13	10,3	0,5	0,700	3,70	

La figure 1 donne les histogrammes et l'ajustement à une distribution réelle (Lamotte) pour le rapport nb. d'écailles ventrales nb. d'écailles sous-caudales des espèces envisagées.

Plus la queue est courte, plus le rapport est élevé, c'est le cas d'Atractaspis. A l'opposé, Atheris a une queue longue et un rapport faible. Entre Atractaspis et Atheris, Causus définit le type moyen et permet d'établir un histogramme distinct pour les \circlearrowleft et pour les \circlearrowleft . Ainsi, pour une espèce donnée (Causus rhombeatus, fig. 1), la queue est plus longue chez le \circlearrowleft que chez la \circlearrowleft (la place occupée par les hémipénis participe-t-elle à cette différence?). La longueur de la queue varie avec le mode de vie, mais s'agit-il d'une modification primaire ou secondaire? Nous supposons que, chez Atractaspis, la queue servirait d'arc boutant lors du forage (il existe un télescopage des dernières vertèbres caudales), en revanche la queue d'Atheris 1 aurait un pouvoir préhensile accru (finesse et rôle préhensile de la queue pourraient expliquer sa rupture fréquente). Il se pourrait enfin que la longueur de la queue, d'une espèce définie, varie avec le lieu géographique.

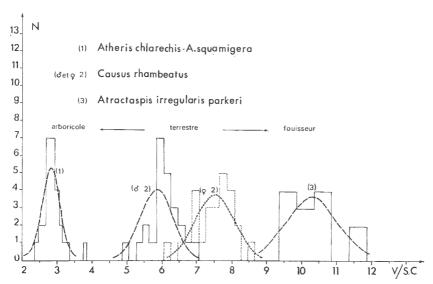


Fig. 1. — Histogrammes et ajustement à une distribution réelle du rapport V/S.C. pour trois genres de Vipéridés.

N : nombre d'individus ; V/S.C. : nombre d'écailles ventrales rapporté au nombre d'écailles sous-caudales.

A la suite de ces constatations nous avons jugé souhaitable d'établir le rapport V/S.C. pour les six genres de vipéridés connus dans l'Ouest

^{1.} Il s'agit des espèces A. chlorechis Schlegel et A. squamigera Hallowell. Nous regrettons de ne pas avoir disposé d'A. hindii et A. superciliaris réputés terrestres (MARX et RABB, p. 183) pour voir si leur queue est effectivement plus courte.

Africain. Leur rangement, par ordre de longueur décroissante de la queue, s'est établi ainsi :

Tableau II.

mode de vie	espèce	nombre d'indi- vidus of	V/S. C. moyen des 3	nombre d'indi- vidus ♀	V/S. C. moyen des ♀	V/S. C. moyen de l'espèc	
arboricole	Atheris chlorechis » squamigera	2 8	2,45 2,80	9 16	2,9 2,9	2,7 2.85	
	Cerastes cerastes	8	4	10	4,6	4,4	
	» vipera	5	4,7	7	5,6	5,15	
stre	Echis carinatus	12	5,1	7	5,2	5,15	
terrestre	Bitis arietans	4	4,5	5	7	5,75	
	Causus rhombeatus 1	24	5,8	26	7,5	6,7	
	Atractaspis microlepidota.	9	7,8	3	8,1	7,9	
ŝ	» corpulenta	4	7,5	2	8,6	7,9	
88 G	» irregularis i	6	9	8	9,8	9,4	
fouisseuse	» i. parkeri	5	10,1	8	10,4	10,2	
fo	» aterrima	7	10,7	4	13,5	12,1	

L'amplitude de la variation du rapport V/S.C. croît du groupe arboricole au groupe fouisscur. Chez les Vipéridés de l'Ouest Africain, la longueur de la queue est liée à l'ensemble de trois facteurs : l'espèce, le sexe et un mode de vie particulier ; il semble que ce dernier facteur prévale dans le groupe arboricole (l'observation, dans la nature, prouve que les Atheris vivent dans les buissons),

Ces résultats nous ont amené à faire une étude anatomique comparée des vertèbres et des côtes d'Atheris squamigera, de Causus rhombeatus et d'Atractaspis aterrima.

Les graphiques (fig. 4 et 5) se rapportent à la biométrie vertébrale tout au long du rachis. Les numéros d'ordre des vertèbres sont portés en abscisse (les vertèbres cloacales sont mentionnées par des traits verticaux); en ordonnée figurent les logarithmes de base dix des mesures indiquées figures 2 et 3 (Hoffstetter, 1964).

Le nombre total de vertèbres est beaucoup plus élevé chez Atractaspis que chez Atheris (bien que le nombre de vertèbres caudales soit plus faible). Ceci est dû au grand nombre de vertèbres dorsales. Cet exemple vient

^{1.} Causus rhombeatus, souvent considéré comme « primitif », se place près du groupe des fouisseurs.

à l'eneontre de la remarque d'Hoffstetter 1932, p. 33 (fondée sur les chiffres publiés par Rochebrune) : « Il semble d'autre part que, d'une façon générale, la vie fouisseuse entraîne une réduction de ee nombre », (total de vertèbres), « alors que l'habitat arboricole en favorise l'augmentation ».

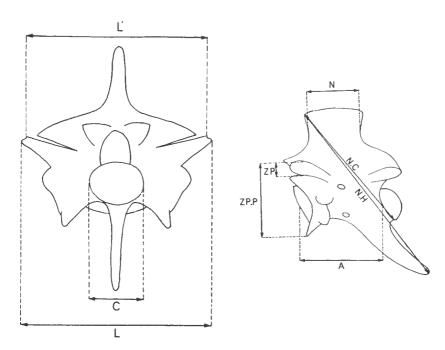


Fig. 2 et 3. — Schéma explicatif des diverses mesures effectuées sur les vertèbres.

A: longueur utile du centrum (du bord du cotyle au bord du condyle); C: largeur du condyle; H: longueur de l'hypapophyse (ou des haemapophyses caudales) obtenue par la différence N. H. — N. C.; L: largeur maximale de la vertèbre (processus prézygapophysaires compris); L': largeur de la vertèbre mesurée sur les bords externes des facettes prézygapophysaires; N: longueur antéro-postérieure de la neurépine (dans sa région moyenne) N. C.: distance du bord antéro-supérieur de la neurépine au bord inférieur du condyle; N. H.: distance du bord antéro-supérieur de la neurépine à l'extrémité de l'hypapophyse (ou des haemapophyses caudales); ZP.: largeur du zygosphène; ZP. P.: distance du sommet du zygosphène à l'extrémité inférieure des parapophyses (ou des pleurapophyses dans les vertèbres caudales).

I. Les saillants, crêtes et apophyses sans rôle articulaire:

1) La neurépine.

Les graphiques biométriques indiquent que la longueur de la neurépine (N) diminue aux extrémités de l'axe vertébral avec un déeroehement au niveau cloacal chez Causus rhombeatus et Atheris squamigera; elle est nettement plus développée chez Atheris squamigera que chez Causus rhombeatus et se réduit à une simple earène ehez Atractaspis aterrima

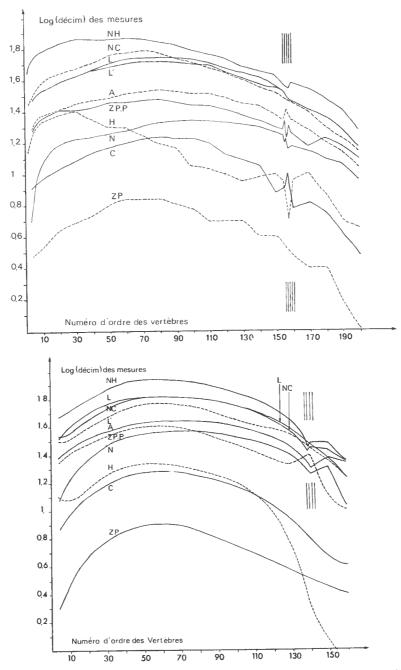


Fig. 4. — Étude biométrique de la colonne vertébrale d'Atheris squamigera (en haut) et de Causus rhombeatus (en bas).

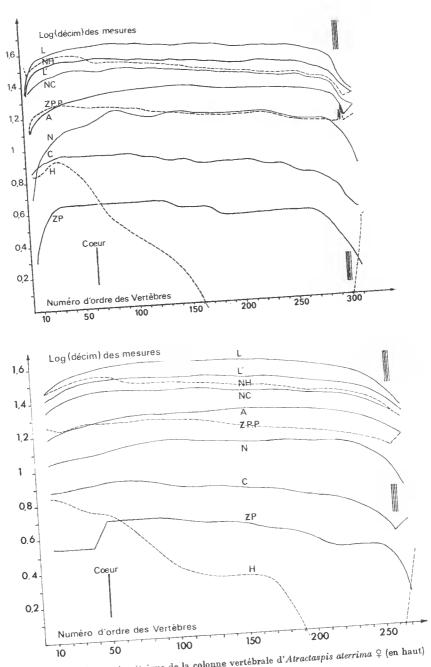


Fig. 5. — Étude biométrique de la colonne vertébrale d'Atractaspis aterrima Q (en haut) et 3 (en bas).

(fig. 6-7 ct 8). Le long de l'axc vertébral, la hauteur de la neurépine diminue des vertèbres antérieures aux vertèbres postérieures (Atheris squamigera). L'extension antéro-postérieure de la neurépine pour chacune des vertèbres est à peu près semblable dans les trois genres envisagés (fig. 6 à 11), il existe un net raccourcissement pour les vertèbres cloacales et posteloacales d'Atractaspis aterrima ♀ (fig. 11 : C₄ et C₅). Les vertèbres antérieures d'Atractaspis aterrima ♂ ont une neurépine de longueur constante. La forme de la neurépine, en tranchant de hache, des vertèbres d'Atheris squamigera, n'est pas sans rappeler celle des colubridés.

Tableau III.

espèce	Vertèbres précloacales ou dorsales									Vertêbres cloacales			F	Vertèbres posteloacales ou caudales			to	nb. total de ver- tèbres	
Atheris squami- gera	154	A_1	=	38	$\mathbf{A_2}$	=	76	A_3	_	114	5	A_4	=	2	56	A_5	= 28	3	215
Causus rhombea- tus	136	B_1	_	34	B ₂	=	68	В ₃	=	102	4	B_4	-	2 >	20	B_{5}	= 10) >	160
Atractaspis atcr-	284	C_1	_	71	C_2	=	142	C_3	=	213	5	C ₄	= 8	3>	17	C_5	= 9	>	306
Atractaspis atcr- rima ♂	259										4				25				288

⁻ en chiffres gras : nombre de vertébres.

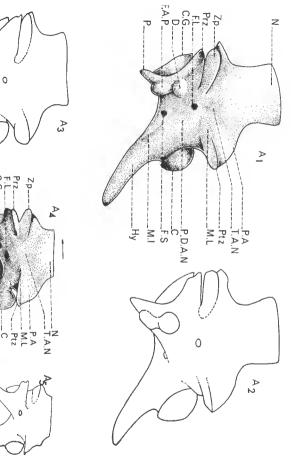
2) La carène hémale : hypapophyses et haemapophyses.

Chez Atheris squamigera, ces apophyses sont présentes tout au long de l'axe vertébral, leur hauteur décroît d'abord lentement puis brusquement au niveau du cloaque (fig. 4). Les hypapophyses précloacales sont

en chiffres maigres : position (par rapport à une région du rachis) des vertèbres dessinées dans les figures 6 à 20.

Liste des abréviations utilisées dans les figures 6 à 20 :

C.: condyle; C.G.: cavité glénoïde; C.N.: canal neural; D.: diapophyse; F.A.P.: facette articulaire de la parapophyse; F.L.: foramen latéral; F.Pc.: foramen paracotylien; F.Pp.: foramen paraprézygapophysaire; F.Pp': foramen parapostzygapophysaire; F.S.: foramen subcentral; F.t.: foramen zygantral; He: haemapophyse; Hy: hypapophyse; L.: lymphapophyse; M.I.: margo inferior; M.L.: margo lateralis; N.: neurépine; P. parapophyse; Prz: prézygapophyse; Ptz: postzygapophyse; P.A.: processus aliforme; P.D.A.N.: pars descendens de l'arc neural; S.Prz: saillant prézygapophysaire; T.A.N.: tectum de l'arc neural; Zp: zygosphène; Zt: zygantrum.



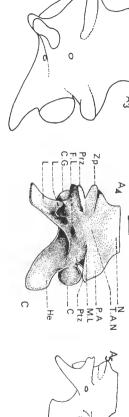
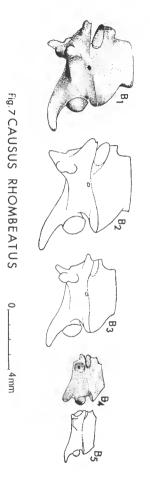


Fig. 6 ATHERIS

SQUA MIGERA

_→ 2mm



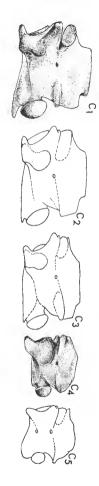
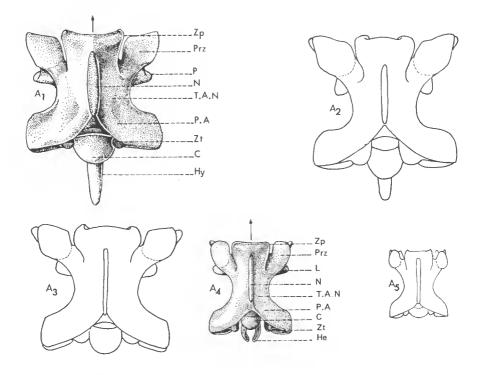
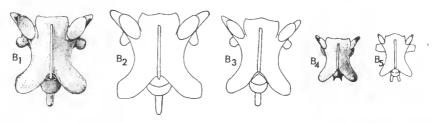


Fig. 8 ATRACTASPIS ATERRIMA







_____2mm

Fig. 9 ATHERIS SQUAMIGERA



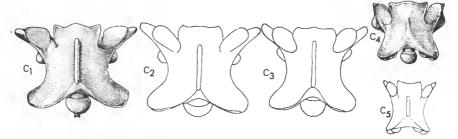


Fig.11 ATRACTASPIS ATERRIMA 0,_____2mm

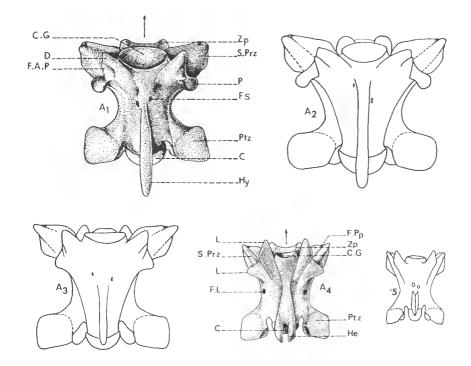


Fig.12 ATHERIS SQUAMIGERA 0, 2mm

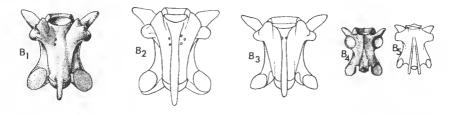


Fig.13 CAUSUS RHOMBEATUS 0, 4mm

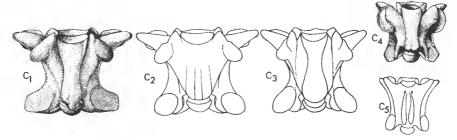


Fig.14 ATRACTASPIS ATERRIMA 0. 2mm

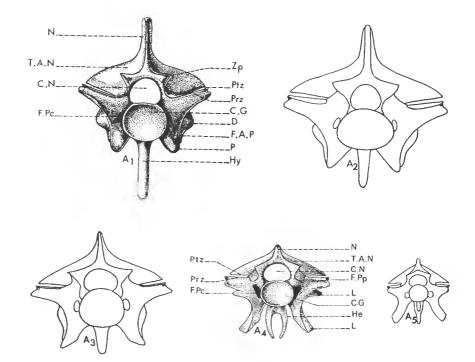


Fig.15 ATHERIS SQUAMIGERA 0,____, 2mm

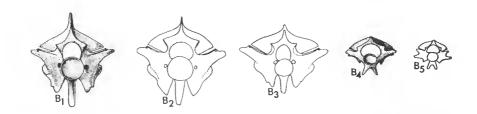


Fig.16 CAUSUS RHOMBEATUS 0,_____4mm

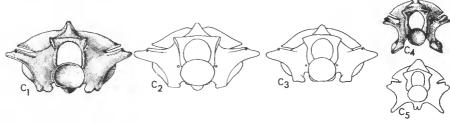


Fig.17 ATRACTASPIS ATERRIMA 0,_____2mm

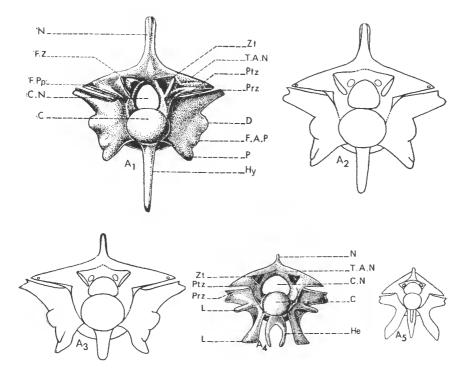


Fig.18 ATHERIS SQUAMIGERA

0 ______ 2mm

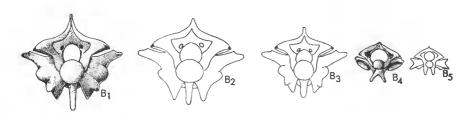
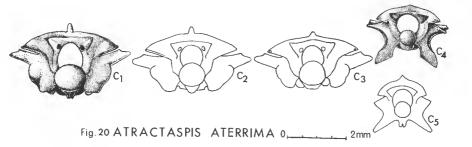


Fig. 19 CAUSUS RHOMBEATUS

0. 4 mm



très pointues au niveau cloacal, les haemapophyses sont plus larges et dans la région postcloacale prennent un aspect en tranchant de hache (fig. 6 : A₁ à A₅). Les haemapophyses, arquées et doubles au niveau cloacal, sont plates et se rejoignent en une lame médiane sur les vertèbres postérieures (fig. 12-15 et 18 : A₄ et A₅). Cette disposition, jusqu'alors rencontrée chez les Sauriens, devrait être recherchée sur d'autres préparations d'Atheris squamigera.

Chez Causus rhombeatus, les apophyses, présentes tout au long de l'axe vertébral, ne disparaissent que pour les dernières caudales (d'après la technique de mesure effectuée) ¹. Au niveau et en arrière du cloaque, les haemapophyses s'écartent l'une de l'autre comme le font les branches d'un V renversé (fig. 13-16 et 19 : B₄ et B₅).

Chez Atractaspis aterrima, la disparition des hypapophyses a lieu à un niveau plus antérieur chez la Q que chez le 3. Les hypapophyses des vertèbres antérieures sont très couchées; il existe une carène hémale sur l'ensemble du tiers postérieur des vertèbres dorsales. Ce fait particulièrement original dans l'ensemble des Vipéridés nous avait été signalé par M. Hoffstetter. Nous supposons qu'il pourrait y avoir un lien avec le mode de vie. Il n'y a plus d'haemapophyses cloacales, les haemapophyses posteloacales ont une taille croissante (fig. 8-14-17 et 20).

3) Les lymphapophyses.

Elles ne sont présentes qu'au niveau cloacal. Leur forme varic d'une vertèbre à l'autre comme d'une cspèce à l'autre. Il existe une ressemblance entre les lymphapophyses d'Atheris squamigera et d'Atractraspis aterrima (fig. 6-8-15-17-18 et $20: A_4$ et C_4), mais le saillant supérieur est bien plus développé chez Atractraspis aterrima. Causus rhombeatus présente des lymphapophyses à aspect en verre de montre (fig. 7-13-16 et $19: B_4$).

Les diapophyses; facettes articulaires des parapophyses; parapophyses et pleurapophyses.

Diapophyses et facettes articulaires des parapophyses ne se rencontrent que sur les vertèbres dorsales (seules à êtres pourvues de côtes articulées). Il s'agit de mamelons distincts et assez élevés chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus; la diapophyse est à la fois plus saillante et plus développée que la facette articulaire parapophysaire (fig. 6-7-12-13-15-16-18 et 19: A_1 , A_2 , A_3 et B_1 , B_2 , B_3). Chez Atractaspis aterrima, la diapophyse et la facette articulaire parapophysaire sont fusionnées et peu proéminentes (fig. 8-14-17 et 20: C_1 , C_2 et C_3).

Les parapophyses forment un saillant bien développé d'orientation semblable chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus. Chez Atractaspis aterrima, les parapophyses ont une orientation parallèle à l'axe de l'animal et fusionnent avec les facettes parapophysaires, tandis qu'il

^{1.} En fait elles existent mais ne dépassent pas le bord du condyle porté par un long pédoncule.

existe un étranglement chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus (fig. 12-13 et 14 : A_1 à A_3 , B_1 à B_3 et C_1 à C_3).

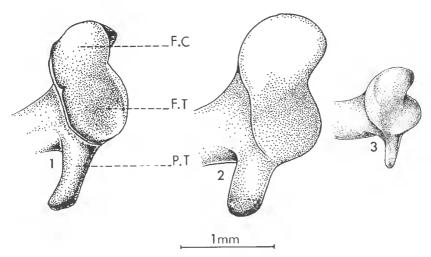


Fig. 21. — Zones articulaires costales chez : 1) Atheris squamigera;
2) Causus rhombeatus; 3) Atractaspis aterrima.

 $\textbf{F.C.}: facette\ capitulaire\ ;\ F.T.\ : facette\ tuberculaire\ ;\ P.T.\ : processus\ tuberculaire.$

Les pleurapophyses caractérisent les vertèbres postcloacales, elles sont obliques chez Atheris squamigera et Atractaspis aterrima, mais plus arrondies chez cette dernière espèce (fig. 6-8-12-14-15-17-18 et $20: A_5$ et C_5). Chez Causus rhombeatus, elles sont horizontales et tronquées à angle droit (fig. 7-10-13-16 et $19: B_5$).

5) Le saillant prézygapophysaire.

Chez Atractaspis aterrima, le saillant prézygapohysaire est présent sur l'ensemble de l'axe vertébral, sa longueur, à peu près constante, se réduit à partir de la région cloacale alors que chez Causus rhombeatus la longueur de ce saillant diminue dès la région dorsale postérieure. Chez Atheris squamigera, le saillant est très petit (fig. 4 et 5).

II. Les saillants; apophyses et cavités a rôle articulaire :

1) Le système zygosphène-zygantrum.

L'image est classique : le zygosphène est comparable à un tenon antérieur qui s'engage dans une mortaise, le zygantrum, creusé en arrière de la vertèbre précédente. Chez Causus rhombeatus et Atheris squamigera, le zygosphène a une largeur maximale pour les vertèbres dorsales moyennes. Chez Atractaspis aterrima, le zygosphène est plus petit aux extrémités

de l'axe vertébral, il possède ailleurs une largeur constante. (Dans la région antérieure, existe-t-il une différence de nature sexuelle? (fig. 4 et 5)).

2) Le système prézygapophyse, postzygapophyse.

Les prézygapophyses et postzygapophyses n'ont de contour oval et régulier que chez Causus rhombeatus. Pour Atractaspis aterrima et surtout Atheris squamigera, le contour de ces apophyses est presque quadrangulaire (fig. 6 à 14).

3) Le système cotyle, condyle.

Chez Atractaspis aterrima, la largeur du condyle diminue aux deux extrémités de l'axe vertébral (pas pour la queue du 3). Chez Causus rhombeatus, elle est maximale au niveau des vertèbres dorsales moyennes, puis décroît lentement. Atheris squamigera est seul à présenter une augmentation de la largeur du condyle au niveau du cloaque, elle est précédée et suivie par un léger décrochement (fig. 4). Le pédoncule qui porte le condyle est plus long chez Atractaspis aterrima que dans les deux autres genres (il est bien évident que les remarques ci-dessus vont aussi au cotyle qui reçoit exactement le condyle).

Ill. Les caractères vertébraux plus directement qualitatifs :

1) La margo lateralis et la margo inferior.

Ces lignes vertébrales sont présentes tout au long de l'axe vertébral des trois genres étudiés, elles s'émoussent pour les vertèbres postcloacales. Chez Atheris squamigera et Atractaspis aterrima, la margo inferior est un peu moins prononcée.

2) Processus aliformes, tectum et partes descendentes de l'arc neural.

En vue latérale, les processus aliformes forment un angle aigu chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus, et un angle droit chez Atractaspis aterrima (fig. 6-7 et 8). En vue dorsale, le bord des processus aliformes dessine un V dont l'ouverture augmente quand la longueur de la vertèbre diminue (Hoffstetter, 1939). Ainsi chez Atractaspis aterrima, le V est plus ouvert que chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus (fig. 9-10 et 11). Le toit de l'arc neural d'Atheris squamigera et Causus rhombeatus est assez élevé (pour un vipéridé) et pourvu d'un faible bombement; à l'opposé, chez Atractaspis aterrima, le toit est bas et convexe. Dans les trois genres, les partes descendentes de l'arc neural sont concaves.

3) Forme du canal neural.

Le canal neural a une forme en ogive chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus, son toit s'aplatit jusqu'aux vertèbres cloacales. Pour Atrac-

taspis aterrima, la forme légèrement quadrangulaire du canal est conservée tout au long de l'axe vertébral (fig. 15 à 20).

IV. LES FORAMENS :

Il serait nécessaire d'entreprendre une étude des foramens pour l'ensemble des Ophidiens; dans les trois espèces étudiées on note la présence de foramens subcentraux, latéraux, paracotyliens, zygantraux, paraprézygapophysaires et parapostzygapophysaires (d'après la terminologie utilisée par Hoffstetter). Chez Atractaspis aterrima, les foramens sont petits, certains ne sont pas constants (foramens paracotyliens ou subcentraux). Il existe des foramens médians subcentraux entre les haemapophyses des vertèbres postcloacales d'Atheris squamigera (fig. 6 à 8 et 12 à 20).

V. Les zones articulaires costales :

Les facettes articulaires capitulaire et tuberculaire sont beaucoup plus étroites chez Atheris squamigera et Causus rhombeatus que chez Atractaspis aterrima où elles forment une surface presque circulaire (proche de celle des Boïdés). Le processus tuberculaire est un peu plus long chez Atheris squamigera que chez Atractaspis aterrima, il est très bref et comme tronqué chez Causus rhombeatus (fig. 21).

En conclusion la morphologie vertébrale apparaît variable dans la famille des Vipéridés. Il semble prématuré de tenter d'opérer dès maintenant une sélection des différences observées, il est nécessaire d'étendre cette étude à d'autres familles ophidiennes et de la compléter par d'autres recherches anatomiques, alors sera-t-il peut-être possible de séparer les caractères adaptatifs des caractères phylogéniques, individuels ou sexuels.

BIBLIOGRAPHIE

- Domergue, Ch., 1954. La formule caudale chez les Ophidiens. Extrait du Bull. Soc. Sci. Nat. Tunisie, 7, pp. 31-36.
- Dowling, H. G., 1951. Proposed standart system of counting ventrals in snakes. British J. Herpetology, 1, no 5.
- Gans, C. et A. M. Taub, 1965. Segmental correlation between integument and vertebral column in typhlopides (*Reptilia squamata*). Copeia, pp. 107 et 108.
- Gasc, J. P., 1966. Les modalités anatomiques de l'adaptation à la locomotion rampante. Thèse de IIIe eyele, 166 p.
- HOFFSTETTER, R., 1939. Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. 13 fig., 2 pl. Extrait des Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, t. XV.

- 1960. Sur la classification des Boïdés de Madagacar et des Mascareignes. Bull. Mus. Hist. Nat., 2e sér., 32, nº 2, pp. 131-138.
- et Y. GAYRARD, 1964 (1965).
 Observation sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae (Serpentes).
 Ibid., 2º sér., 36, nº 5, pp. 677-696.
- Johnson, R. G., 1955. The adaptative and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution*, 9, pp. 367-388.
- KLAUBER, L. M., 1943. 1. Tail length differences in Snakes with notes on sexual dimorphism and the coefficient of divergence. — 2. A graphic method of showing relationships. Bull. Zool. Soc. San Diego, no 18, 76 p.
- LAMOTTE, M., 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie, Paris, 144 p.
- MARX, H. et G. B. Rabb, 1965. Relationship and zoogeography of the viperine snakes (Family Viperidae). Fieldiana Zoology, 44, no 21, pp. 161-206.
- ROCHE, J., 1954. Préparation des pièces ostéologiques. Mammalia, 18, nº 4.
- ROCHEBRUNE, A. T. de, 1881. Mémoire sur les vertèbres des Ophidiens. J. Anatomie Physio., 17^e année, pp. 185-229.
- Roux, R. et J. Guibé, 1965. Étude comparée de Boaedon fuliginosus (Boié) et B. lineatus D. et B. (Ophidiens). Bull. I.F.A.N., 27, série A, nº 1.
- Soop, M. S., 1941. The Caudal Vertebrae of Eryx johnii (Russell). Proc. Indian Acad. Sci., 14, no 4, Sec. B, pp. 390-394.